Vestnik zoologii, **38**(4): 47–58, 2004

УДК 595.767.29(477)

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ ЛИЧИНОК ЖУКОВ-ЧЕРНОТЕЛОК (COLEOPTERA, TENEBRIONIDAE) ФАУНЫ УКРАИНЫ

Л. С. Черней, А. А. Белов, А. В. Прохоров, Б. Н. Васько

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

Получено 16 июля 2003

Особенности морфологии личинок жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) фауны Украины. Черней Л. С., Белов А. А., Прохоров А. В., Васько Б. Н. — Обобщены оригинальные данные по морфологии личинок 76 видов жуков-чернотелок, относящихся к 43 родам и 25 трибам, обитающих на территории Украины. Эти материалы станут основой для выяснения вопросов эволюции и филогении семейства, а также будут использованы для разработки его системы.

Ключевые слова: жуки-чернотелки, морфология, фауна, таксономия, Украина.

Peculiarities of Larval Morphology of Tenebrionid Beetles (Coleoptera, Tenebrionidae) of Ukrainian Fauna. Cherney L. S., Belov A. A., Prokhorov A. V., Vas'ko B. N. — Original data on morphology of larvae of 76 species of tenebrionids of 43 genera and 25 tribes occurring in Ukraine are summarized. These data are may be used for further phylogenetic reconstructions and elaboration of classification of Tenebrionidae.

Key words: tenebrionid beetles, morphology, fauna, taxonomy, Ukraine.

Введение

Дифференциация семейства чернотелок на отдельные родственные ветви до настоящего времени не имеет четкого подтверждения. Этим объясняется отсутствие до настоящего времени единой общепринятой системы для семейства.

Дж. Уотт (Watt, 1967) отметил, что основным недостатком классификаций жуков-чернотелок, является их построение только на имагинальных или личиночных особенностях. Определительную таблицу чернотелок Дж. Уотт разработал на основании морфологических признаков имаго и личинок.

Огромный материал, который может быть использован для усовершенствования системы чернотелок, представлен в работах С. И. Келейниковой (1959, 1961, 1976), изучавшей морфологию личинок палеарктических видов. Однако ее попытка сделать обобщение, на основании которого в семействе чернотелок выделено 6 подсемейств (Келейникова, 1963), была преждевременной, так как описания многих личинок до настоящего времени остаются неполными или несут недостоверную информацию, что обусловило искажение системы в целом.

Вышеизложенное свидетельствует об актуальности изучения морфологии личинок жуков-чернотелок Украины.

Материал и методы

Исследования основывались на материалах из коллекции личинок жуков-чернотелок Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. Для выявления видового состава личинок чернотелок в естественных биотопах и агроценозах использованы послойные почвенные раскопки с последующим разбором почвенных проб, просеивание песчаной и щебнистой почв. Личинки чернотелок, обитающих в лесных биотопах, изучали путем обследования поврежденных растущих деревьев, разлагающейся древесины и грибов-трутовиков. Синантропные виды выявляли при обследовании запасов зерна, зернопродуктов, технического сырья и пр., хранящихся в складских помещениях, жилищах человека и животных.

Одним из основных методов изучения морфологии личинок в разные периоды развития, а также их идентификации было размножение чернотелок в лабораторных условиях с последующей

фиксацией необходимого материала. Личинок фиксировали 80%-ным этиловым спиртом с добавкой глицерина, предварительно погружая их на несколько секунд в кипяток.

Длина головной капсулы, тергитов и стернитов жуков, куколок и личинок измерялась вдоль их середины. Для характеристики сенсорной зоны эпифарингеальной поверхности у личинок использовали терминологию по Дж. Лоуренсу, Г. С. Медведеву (1982) с учетом групп сенсилл, расположенных латерально от наружных отростков торм и других групп, специфичных для отдельных видов. Отдельные структуры изучали при увеличении в 70–320 раз. Строение антенн, частей ротового аппарата, дыхалец, кожного покрова и зрительных органов исследовали при помощи изготовления микроскопических препаратов.

Результаты и обсуждение

По внешнему облику личинки жуков-чернотелок разнообразны (обсуждаются личинки последнего возраста). Длина их тела — от 4,5 мм у *Tribolium castaneum* (Herbst, 1797) до 40–50 мм у *Prosodes obtusa* (Fabricius, 1798). Для большинства видов характерно червеобразное (слабо сужающееся к переднему и сильнее — к заднему краям) тело. Реже оно параллельностороннее (*Pimelia*) или нитевидное (*Crypticus*). У ряда видов оно постепенно сужается от переднего к заднему краю (*Gnaptor*, *Diaperis*). Так, у личинок *Diaperis boleti* (Linnaeus, 1758) ширина головы более чем в 2 раза превосходит ширину 9-го сегмента. Сверху тело выпуклое, снизу более или менее уплощенное. Степень склеротизации покровов зависит от условий обитания. У личинок *D. boleti* и *Bolitophagus reticulatus* (Linnaeus, 1767), развивающихся в грибах-трутовиках, покровы мягкие, эластичные. У большинства других видов, особенно почвенных — кожистые, сильно склеротизованные. Скульптура покровов также разнообразна и может быть специфичной для таксона. В частности, поверхность тергитов у ряда видов поперечно-морщинистая, со сходящимися под углом морщинами к срединной продольной бороздке (*Pedinus*, *Tentyria*); мелкошагренированная, в поперечных морщинах и редкой пунктировке (*Scaphidema*); поперечно-морщинистая, в редкой пунктировке (Blaps); мелкоморщинистая, в мелкой шагренировке (*Tribolium*); разнонаправленно исчерчена, в редкой пунктировке (*Tenebrio*). Сложную скульптуру тергитов имеют личинки трибы Ulomini. Тонкошагренированную поверхность у них покрывают простые и ямковидные точки разных размеров и очертаний и ямки с шагренированным дном. У личинок трибы Helopini скульптура отдельных тергитов представляет собой сочетание морщин, простых точек, ямковидных точек со щетинкой на дне и шиповидных выростов.

Тело личинок чернотелок может быть густо опушенным (*Pimelia*), у ряда видов густо опушены только бока груди (Tentyriini, Blaptini); у большинства видов единичные щетинки, расположенные вдоль боковых и заднего краев тергитов и стернитов, образуют ряды вдоль тела. Плейриты несут единичные щетинки или значительное их количество. Порверхность тела может быть усеянной микроскопическими шипами разной длины, как у *Tribolium madens* (Charpentier, 1825), или микроскопическими шиповидными, срезанными на вершине щетинками (*Platydema*, *Belopus*). Поперечные полосы густых микроскопических шипов имеются на тергитах личинок *D. boleti*. Окраска покровов чаще всего желтая, желто-бурая (Blaptini, Tentyriini, Opatrini, Pedinini). Реже она совершенно белая (*Bolitophagus*, *Diaperis*) или темно-бурая до черной (*Gnaptor*). У личинок многих видов передний и задний края тела окрашены темнее его остальной поверхности. У почвенных личинок низ тела значительно светлее верхней поверхности. Ряд видов имеет пигментированные полосы на тергитах (*Corticeus*, *Uloma*, *Tribolium*). У видов рода *Tribolium* передний край полосы ограничен рубцом.

Голова личинок большинства видов жуков чернотелок расположена слабо наклонно к продольной оси тела (прогнатическая). У личинок рода *Alphitobius* она шаровидно выпуклая, гипогнатическая. Массивная, заметно выпуклая голова с круто опущенным вниз лбом характерна для личинок *D. boleti*, хотя ротовые

органы у них направлены вперед лишь под незначительным углом к продольной оси тела.

Длина головы от основания наличника до затылочного отверстия у большинства видов в 1,6—2,0 раза меньше ее наибольшей ширины (*Diaclina*, *Melanimon*, *Pedinus*, *Gnaptor*, *Tentyria*), реже она едва превосходит ширину (*Oplocephala*) или равна последней (*Ammobius*). Бока головной капсулы у значительной части видов закругленные, суженные к переднему краю (*Crypticus*, *Blaps*, *Scaphidema*, *Oodescelis*). У личинок *Ph. pontica* головная капсула сильно сужена к переднему краю, у *Tribolium destructor* Uyttenbogaart, 1933 — параллельносторонняя; для личинок рода *Pimelia* характерно ее расширение к переднему краю, у личинок родов *Scaphidema* и *Stenosis* капсула расширена к основанию.

Признаки строения головной капсулы широко используются для диагностики личинок. Длина эпикраниального шва составляет от 1/6 (*Uloma*, *Trachyscelis*) до 3/5 (*Bolitophagus*) и более (*Opatrum*) длины головной капсулы. Эпикраниальный шов заканчивается у начала лобных швов, реже он продолжен на лобную поверхность (*Helops*, *Gnaptor*). Лобные швы могут быть прямыми, ограничивающими треугольный лобный склерит (*Ammobius*, *Bolitophagus*, *Tribolium*, *Oplocephala*, *Stenosis*, *Bolitophagus*); едва изогнутыми (*Asida*, *Pedinus*); дуговидными, очерчивающими бокаловидную лобную поверхность (*Blaps*, *Diaclina*, *Alphitobius*); дуговидными, широко расходящимися, ограничивающими широко округленный лоб (*Scaphidema*). У ряда видов лобные швы раздваиваются у переднего края (*A. lutosa*, *Gnaptor spinimanus* (Pallas, 1781), *D. testudinea*, *Opatrum sabulosum* (Linnaeus, 1761), *D. boleti*). У личинок *D. boleti* и *Cryphaeus cornutus* (Fischer-Waldheim, 1823) внутренние ветки швов срастаются, разделяя поверхность лба на переднюю и заднюю части.

Головная капсула может иметь следующие образования: зубцы (*Oplocephala*, *Diaperis*) или кили, расположенные по бокам от наличника (*Scaphidema*), правильные ряды шипов (*Asida*), бордюры каплевидной формы у основания антенн (*Gnaptor*).

Волосяной покров головной капсулы может быть сильнее или слабее развитым. У личинок *Pimelia subglobosa* (Pallas, 1781) густые щетинки покрывают бока и значительную часть верхней поверхности капсулы, у личинок триб Tentyrini они образуют густые бордюры на боковых краях. Густо опушены бока головы у личинок Blaptini, Asidini, Opatrini (часть). Умеренное или редкое опушение характерно для родов *Oodescelis*, *Trachyscelis*, *Pedinus* и др. Дорсальная поверхность капсулы может иметь сплошной покров, образованный микроскопическими (*Scaphidema*) или мелкими (*Oplocephala*, *Bolitophagus*) щетинками. Расположение единичных щетинок на поверхности капсулы достаточно стабильно. Так, у большинства личинок чернотелок 2 щетинки находятся у переднего края лба. Для личинок Blaptini, Triboliini, *Gonocephalum* характерен ряд из 4 щетинок, расположенный вдоль заднего края капсулы. У личинок родов *Gnaptor* и *Blaps* латерально от передних краев лобных швов находится по 1 щетинке.

Изучение строения зрительных органов личинок путем препарирования и изготовления временных препаратов показало, что они редко представлены одиночными глазками (ocelli laterales) или стеммами (stemmata), чаще они образованы слиянием 2—3 и даже 5 стемм. Глазки расположены под кожным покровом головной капсулы, по бокам у ее переднего края. Они имеют вид сферических или продолговатых образований, четковидно связанных между собой. Пигментация глазков обычно интенсивно черная, но у личинок ряда видов глазки слабо пигментированы и могут не просматриваться через кожный покров. Поэтому характеристика личинок как безглазых может быть ошибочной. Вопрос требует детального изучения. Большинство личинок имеют 1—2 глазка с каждой стороны

головы. У *Scaphidema metallicum* (Fabricius, 1792) на верхней поверхности головы у основания каждой антенны расположено по 2 глазка, включающих в себя по 2 сферических образования; на ее нижней поверхности у основания каждой антенны имеется еще по 1 глазку. У личинок *D. boleti* имеется только по 1 глазку, расположенному с каждой стороны головы на ее нижней поверхности. Не выражены или едва выражены глазки у личинок *B. reticulatus*, *Uloma culinaris* (Linnaeus, 1758), родов *Tribolium*, *Blaps*. У личинок родов *Tentyria*, *Anatolica*, *Pimelia* они покрыты густым волосяным покровом. При этом у *P. subglobosa* с каждой стороны головы 5 глазков расположены в 2 правильных ряда, включающих в себя 3 и 2 глазка, или же глазки в рядах сливаются друг с другом.

Верхняя губа (labrum) — кожистый орган, функционально обеспечивающий поиск, захват и направление пищи в предротовую полость. У большинства видов губа поперечная, в 1,5—2,0 раза короче своей ширины, с закругленными или трапециевидно расширяющимися к основанию боковыми краями. Ее передний край дуговидно выступающий, слабовыемчатый и реже двувыемчатый (*Helops coeruleus steveni* Krynicky, 1834). Наружная поверхность губы выпуклая, покрыта щетинками, шипами и микросенсиллами. Отдельные щетинки и их группы, расположенные вдоль переднего и боковых краев, обозначаются в хетотаксии как краевые. Шипы и щетинки, находящиеся в центре диска губы, называются дискальными. У ряда видов шипы и щетинки образуют поперечные ряды (*Blaps*, *Stenosis*, *Belopus*, *Trachyscelis*) или гребни (*Asida*, *Anatolica*, *Tentyria*). У *P. subglobosa* 2 поперечных гребня сомкнуты у боковых краев. Значительное количество щетинок покрывает губу у личинок родов *Scaphidema*, *Diaperis*, *Bolitophagus*. Задний край губы личинок родов *Gonocephalum*, *Oodescelis* покрыт шиповидными микроскопическими сенсиллами.

Наличник (clypeus) — трапециевидный, реже обратнотрапециевидный как у *Ammobius rufus* (Lucas, 1849), часто с закругленными боками и задними углами склерит, примыкающий к головной капсуле и верхней губе. Задний край наличника сильно склеротизованный, часто валиковидный. У личинок *Phaleria pontica* Semenov, 1901 он образует на задних углах внутренние сочленовные впадины, соединяющиеся с мыщелковидными выростами головной капсулы. У личинок рода *Pedinus* боковые края наличника образуют треугольные грани. Неправильный ряд щетинок у заднего края наличника характерен для личинок родов *Tentyria*, *Anatolica*, *Pimelia*, *Belopus*; по 2 шипа и 2 щетинки имеются на его поверхности у личинок *O. sabulosum*, *Ph. pontica*, *Trachyscelis aphodioides* Latreille, 1809; наиболее часто наличник вооружен четырьмя по-разному расположенными щетинками. У личинок *A. lutosa* его передняя треть слабо склеротизованная,

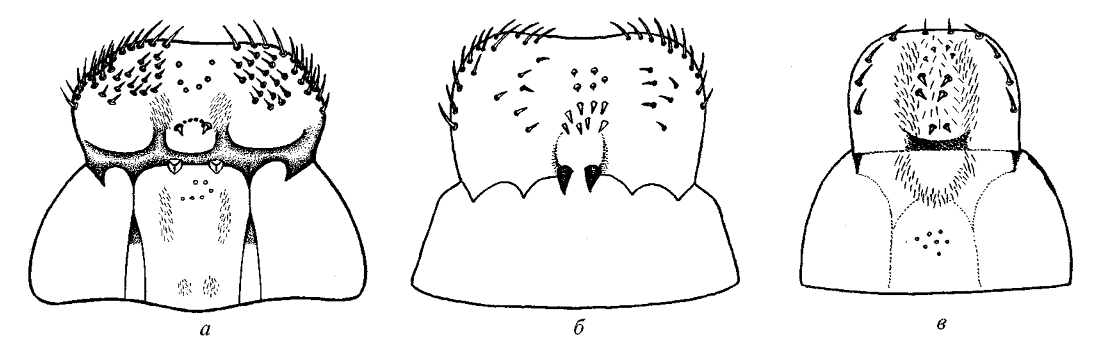


Рис. 1. Эпифарингеальная поверхность: *а* — *Blaps lethifera*; *б* — *Gnaptor spinimanus*; *в* — *Bolitophagus reticulatus*.

Fig. 1. Epipharyngeal surface (inner surface of labrum and clypeus): *а* — *Blaps lethifera*; *б* — *Gnaptor spinimanus*; *в* — *Bolitophagus reticulatus*.

эластичная, обеспечивающая подвижность верхней губы; остальная часть жесткая, покрыта густыми тупыми шипами. У личинок родов *Gonocephalum*, *Oodescelis* базальная часть наличника покрыта щетинками и микроскопическими шипами, у *D. boleti* — мелкими щетинками.

Верхняя губа и наличник у личинок большинства видов чернотелок соединены жестко. На границе между ними расположены два полностью слившиеся между собой склерита, обозначаемые как тормы (tormae) (рис. 1, *а*). К отросткам торм крепятся мышцы, обеспечивающие движение верхней губы. Снаружи тормы несут 2 зубца.

У личинок *G. spinimanus* (рис. 1, *б*) и *S. metallicum* тормы отсутствуют. Наличник и верхняя губа соединены при помощи сочленовной мембраны. Как и во взрослой стадии, мембрана позволяет верхней губе задвигаться под наличник, что не отмечено для личинок других видов чернотелок. Очень тонкие склериты торм характерны для личинок *Asida lutosa* Solier, 1836; 2 зубца здесь у отдельных особей стоят особняком. Оригинальное строение этот склерит имеет у личинок *B. reticulatus* (рис. 1, *в*), где у слившихся торм редуцированы боковые края и функционирует только дуговидный склерит посередине, а зубцы смещены вперед на поверхность эпифаринкса. У личинок *Alphitobius diaperinus* (Panzer, 1797) зубцы тонкие, длинные, саблевидные. Совершенно не развиты на тормах зубцы у личинок родов *Anatolica* и *Tentyria*.

Внутренняя поверхность губы и наличника называется эпифарингеальной. Ее вооружение специфично для тасконов видового и родового рангов. Передний и боковые ее края у личинок всех видов вооружены отдельными шипами и щетинками или густыми хетами, образующими бордюры. У личинок некоторых видов рядом с ними граничат шиповатые поля. Вдоль середины эпифарингеальной поверхности и вдоль заднего края торм развита сенсорная зона, включающая в себя ряд групп сенсилл, наименование которых нами принято по Дж. Ф. Лоуренсу, Г. С. Медведеву (1982), а именно: передняя, околопередняя, щетинконосная, задняя. Первые 3 группы расположены на внутренней поверхности губы — эпифаринксе, задняя — позади торм. У ряда видов отдельные группы могут быть не развиты. Для видов из родов *Pedinus*, *Gonocephalum*, *Tentyria* характерно наличие сенсорных групп, расположенных латерально от наружных отростков торм. У многих видов эпифарингеальная поверхность желобовидно вогнута вдоль середины, покрыта густыми мелкими щетинками, направленными внутрь. У личинок *B. reticulatus* щетинконосное поле продолжено далее склеритов торм, а задняя группа сенсилл сдвинута к основанию эпифарингеальной поверхности.

Верхние челюсти (mandibulae) — парные, сильно склеротизованные асимметричные грызущие и дробящие органы ротового аппарата. Левая челюсть более развита, чем правая. Внутренняя поверхность челюсти в вершинной половине вырезана полукругло. Сверху и снизу вырезку ограничивают резкие края, заканчивающиеся на вершине зубцом и называемые резцовым краем (incisor). Вентральный режущий край у всех видов образует перед вершиной сильно развитый зубец, в связи с чем челюсти большинства видов личинок выглядят двузубчатыми. Вершинный и предвершинный зубцы иногда едва разделены на вершине как у *Belopus crassipes* (Fischer-Waldheim, 1844).

Дорсальный режущий край образует сильно развитый предвершинный зубец только у личинок родов *Uloma*, *Ammobius* и у отдельных особей *Belopus procerus moldaviensis* Reitter, 1920. У личинок всех остальных видов он едва развит, а у части личинок *B. procerus moldaviensis* на дорсальном крае развиты 2 зубца. У личинок, развивающихся в древесине и грибах-трутовиках, 2 вершинных зубца развиты почти одинаково (*Helops*, *Scaphidema*, *Bolitophagus*, *Oplocephala*). Верхние

челюсти *C. cornutus* 4-зубчатые. У личинок рода *Belopus* вентральный режущий край верхней челюсти на большей его части сглажен.

Внутренняя сторона челюсти у основания называется молярным выступом (mola), или теркой. У ряда личинок чернотелок-фитофагов мола слабовыступающая, прямая, едва зазубренная (*Blaps*, *Pedinus*). У части видов ее вершина сужена, оттянута вперед и в середину предротовой полости, сильно зазубрена (*Helops*, *Scaphidema*, *Diaperis*, *Phaleria*). У *T. destructor* трущая поверхность блюдцевидная, усеяна зубчиками.

Наружная поверхность челюсти выпуклая. У основания, в области прилегания антенны, она вогнута или уплощена. Эта часть челюсти голая, только у *T. aphodiodes* вооружена 2 шипами. Снаружи у основания челюсти у ряда видов развиты светлые вздутия, покрытые щетинками (*Blaps*, *Tentyria*). Сверху у сочленовной ямки верхние челюсти могут быть покрыты шипами (*Pimelia*, *Phaleria*, *Opatrum*). Наружный край челюсти, начиная от области прилегания антенны к вершине, может быть сглаженным или заостренным (*Pimelia*, *Prosodes*, *Asida*). У видов родов *Pimelia*, *Asida* он несет один ряд щетинок. При помощи мыщелка, расположенного снизу, и впадины, расположенной у основания сверху, челюсть сочленена с головной капсулой.

Нижние челюсти (maxilla). Основной членик, или кардо (cardo) крепится к субментуму и головной капсуле. В проекции он имеет вид треугольника; его поверхность голая или в единичных щетинках. Часть кардо, граничащая с нижней губой, мембранообразная, выпуклая, обеспечивает подвижность челюсти. У чернотелки *S. metallicum* кардо слабо развит, узкотреугольный. Стипес (stipes) удлиненный (у *S. metallicum* — особенно), в передней части бесшовно слит с двумя также бесшовно слившимися лопастинками: внутренней, или лацинией (lacinia), и наружной, или галеей (galea). Лопастинки образуют жевательную лопасть. Только у части видов из родов *Helops*, *Tenebrio*, *Gnaptor*, *Prosodes*, *Diaclina*, *Opatrum*, *Tentyria*, *Uloma*, *Diaperis* они едва разделены на вершине. У большинства видов личинок чернотелок передний край лопасти косо срезан от наружного края внутрь и назад. Срезанная (жевательная) поверхность удлиненно-овальная или параллельносторонняя, ограничена 2 продольными рядами саблевидных, уплощенных или обычных шипов в количестве 5—12 пар, в проксимальной части замещающихся густыми многочисленными щетинками. На внутренней поверхности лопасти с ней граничит поле мелких щетинок (*Gonocephalum*, *Tentyria*, *Tribolium*, *Asida*, *Belopus*) или ряд крепких щетинок (*Melanimon*, *Phaleria*, *Blaps*). У личинок рода *Tribolium* поле щетинок развито у жевательной поверхности снаружи, у личинок рода *Tentyria* здесь развит только ряд щетинок.

Жевательная поверхность максилл у личинок *D. boleti* очень узкая; ряды шипов, ограничивающие ее, сближены, ибо жевательная лопасть тонкая, пластинчатая. У личинок *N. brevicollis* и *S. punctiventris* жевательная поверхность максилл сильно повернута в предротовую полость; у личинок рода *Corticeus* и *S. metallicum* — максилла на вершине выпуклая, сплошь покрыта щетинками и шипами; у *B. reticulatus* — только вершина максиллы сплошь покрыта шипами, в проксимальной части они образуют 2 ряда.

Нижнечелюстной щупик (palpus maxillaris) расположен на мембранообразном основании (palpiger), позволяющем ему занимать разное положение относительно челюсти. 1-й членик щупика чаще всего несет 1 щетинку, расположенную у основания снаружи; 2-й, как правило, вооружен 2 щетинками; 3-й — с одной или несколькими щетинками. Вершина последнего членика несет сенсорное поле, которое имеет вид кольца из 6—11 микросенсилл, окружающих более крупную конусовидную, бугорковидную или шашковидную сенсиллу. Поверхность стипеса у ряда видов значительно опушена (*Pimelia*, *Tentyria*). Для боль-

шинства видов характерно наличие единичных щетинок на его наружном крае, 3—5 щетинок — у основания пальпигера и одной когтевидной щетинки — у внутреннего края (*Pedinus*, *Phaleria*, *Tribolium*, *Oodescelis*, *Uloma*).

Нижняя губа (labium) у личинок чернотелок включает в себя предподбородок, или прементум (praementum), несущий пару щупиков и язычок; подбородок, или ментум (mentum), и подподбородок, или субментум (submentum).

Прементум обычно расширен к переднему краю. Только у *D. boleti*, наоборот, значительно сужен к переди. Его наружная поверхность обычно несет 2 длинные щетинки, расположенные у основания щупиков (*Melanimon*, *Tenebrio*, *Phaleria*, *Ammobius*). У личинок ряда видов они сильно сближены и смещены к центру (*Tribolium*) или расположены у основания лигулы (*A. diaperinus*). Отдельные виды, кроме этих щетинок, имеют 2 очень короткие щетинки, расположенные по бокам у основания прементума (*Opatrum*, *Pedinus*, *Oodescelis*). У личинок Tentyriini, Asidini, Pimeliini на прементуме развиты 2 группы густо расположенных щетинок.

Нижнегубные щупики (palpi labiales) двучлениковые. Их поверхность голая или несет единичные щетинки. На вершине 2-го членика находится сенсорная зона. Вершина 2-го членика часто представлена эластичной мембраной, позволяющей сенсорной зоне погружаться в тело членика.

Щупики разграничены более или менее развитым бугорковидным образованием (ligula), у личинок чернотелок именуемым язычком. Хетотаксия и размеры лигулы используются как систематический признак. У личинок *D. boleti* лигула редуцирована, утолщенные первые членики щупиков сомкнуты. У личинок *Oplocephala haemorrhoidalis* (Fabricius, 1787) она едва развита.

Ментум у большинства видов характеризуется дуговидно выступающими боковыми краями. Реже он расширен к основанию (*Tribolium*, *Pimelia*, *Diaperis*). У *D. boleti* передний край ментума косо полуовально срезан спереди назад; при необходимости в него почти полностью может погружаться прементум. Поверхность ментума снаружи вооружена одной или несколькими четкими парами щетинок, характерными для отдельных видов или родов; она также может быть значительно опушена (*Dendarus*, *Tentyria*, *Pimelia*, *Asida*). Внутренняя поверхность ментума образует гипофаринкс (hypopharynx), несущий сильно склеротизованный орган, связанный хорошо развитыми мышцами с нижней и верхней

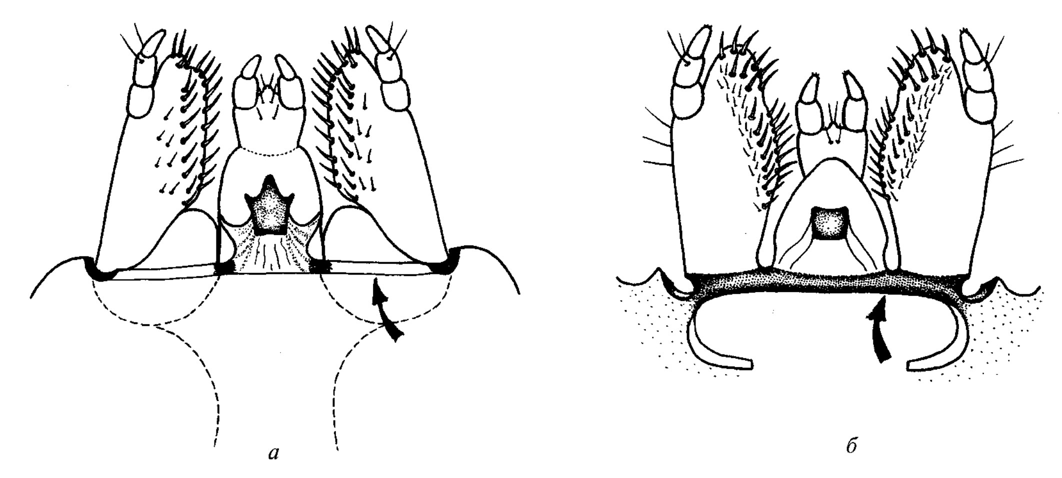


Рис. 2. Нижние челюсти и нижняя губа личинок чернотелок (внутренняя поверхность): *а* — *Nalassus brevicollis*; *б* — *Bolitophagus reticulatus*.

Fig. 2. Maxilla and labium of tenebrionid larvae (inner surface): *а* — *Nalassus brevicollis*; *б* — *Bolitophagus reticulatus*.

челюстями (рис. 2, *а*). Функционально склерит гипофаринкса принимает участие в дроблении пищи. В частности, у *B. reticulatus*, обитающего в старых твердых грибах-трутовиках, в отличие от других видов чернотелок, мышцы, соединяющие гипофаринкс с суставом головной капсулы и верхних челюстей, сильно уплотнены, темноокрашены (рис. 2, *б*). У личинок *S. metallicum*, *D. boleti*, *T. madens* ментум образует перед склеритом гипофаринкса языковидный выступ, покрытый многими щетинками и функционирующий при погружении прементума в ментум. У личинок рода *Uloma* склерит гипофаринкса сложнорасчлененный, удлиненный и крепится к прементуму и ментуму. У *H. coeruleus steveni* он образует 5 крючковидных зубцов, остальные виды имеют 2—5-зубчатый склерит гипофаринкса. Реже его поверхность почти пластинчатая (*Alphitobius*). Субментум имеет разные очертания и хетотаксию, используемые как признаки в систематике личинок.

Передний край всех частей нижней губы и первых члеников щупиков более или менее мембранообразный, что функционально позволяет ей изменять длину. Лабиомаксилярный комплекс у большинства видов помещается в вырезке головной капсулы, у личинок Belopini он выступает за ее пределы и помещен ниже ее.

Антенны расположены на передней поверхности головы латеральнее основания верхних челюстей. Они выступают своими вершинами за передний край головы (у *B. reticulatus* — укорочены, достигают половины длины верхних челюстей). Антенны включают 3 (у *H. coeruleus steveni* — 2) членика, сочлененных с бугорковидным или конусовидным основанием, образованным гибкой мембраной. Мембрана крепится ко дну впадины головной капсулы; она может погружаться или выступать из последней, обеспечивая движение антенны. У ряда видов мембрана сильно развита, конусовидная (*Blaps*, *Bolitophagus*), в частности у личинок *B. reticulatus* она превосходит по длине 1-й членик.

1-й членик антенны может быть в несколько раз короче 2-го, цилиндрическим (*Diaclina*, *Alphitobius*, *Trachyscelis*) или конусовидно суженным к основанию (*Tribolium*, *Oplocephala*); может быть почти параллельносторонним, суженным посередине или немного выпуклым у вершины и при этом едва превосходящим по длине 2-й членик (*Blaps*, *Helops*, *Tentyria*); быть равным с ним (*Oodescelis*) или едва короче его (*Phaleria*, *Opatrum*). 2-й членик более или менее выпуклый у вершины, на которой расположена сенсорная зона, имеющая у большинства чернотелок вид едва незамкнутого кольца. У личинок родов *Helops* и *Uloma* она серповидная. Вокруг сенсорной зоны расположено 3—6 шиповидных микроскопических сенсилл. В центре находится 3-й членик, несущий на вершине тонкую или конусовидную щетинку, окруженную 3, 6 и более шиповидными или нитевидными микроскопическими сенсиллами.

Сенсорная зона может быть замещена конусовидной сенсиллой; в этом случае 3-й членик и сенсилла смещены от центра 2-го членика (*Bolitophagus*, *Eledona*). У личинок родов *Tribolium*, *Scaphidema* сенсорная зона капле-, монето- или бугорковидная; при этом и сенсорная зона, и 3-й членик смещены от центра вершины 2-го членика. У личинок *H. coeruleus steveni* 3-й членик отсутствует. Вершинная щетинка и окружающие ее более мелкие щетинки расположены на вершине 2-го членика, окружены серповидной сенсорной зоной.

Поверхность антенн у большинства видов голая, у отдельных видов она частично опушена (*Bolitophagus*, *Corticeus*) или усеяна микроскопическими шиповидными сенсиллами (*Phaleria*, *Oodescelis*). Вершины члеников образованы эластичной мембраной, позволяющей им погружаться друг в друга. 2-й членик антенны личинок 1—3-го возрастов сильновыпуклый, имеет значительную длину. Вершинная щетинка, как правило, превосходит по длине 3-й членик. У личинок *B. reticulatus* она в 3 раза короче его, заострена только на вершине.

Сегменты тела сочленены эластичной мембраной, позволяющей ему изгибаться, растягиваться и сокращаться, телескопически надвигая задний край предыдущего сегмента на передний край следующего. Вдоль заднего края тергитов мембрана может быть гладкой (*Pimelia*, *Tribolium*, *Asida*), шагренированной (*Uloma*, *Scaphidema*), продольно-исчерченной, рубчатой, морщинистой (*Tentyria*, *Belopus*, *Pedinus*). Передний край переднегрудного тергита имеет мембрану с такой же скульптурой. У многих видов мембрана окрашена темнее. При телескопическом погружении сегмента под предыдущий сегмент наружная полоса мембраны надвигающегося тергита изменяет свою ширину, в связи с чем использование последней как систематического признака не всегда оправдано. Волосяной покров личинок представлен щетинками, волосками или хетами (cheta), являющимися сочлененными придатками покровов и выполняющими ряд функций (тактильную, осязательную, защитную). Их количество и схема расположения, особенно у личинок, слабопокрытых щетинками, чрезвычайно стабильны, используются как систематический признак.

Сегменты тела неодинаково развиты, что связано с функциональной нагрузкой при передвижении в субстрате. Переднегрудь у большинства личинок наиболее развита, так как несет на себе голову и переднюю пару ног. У ряда видов длина тергита переднегруди равна или почти равна длине средне- и заднегруди, вместе взятых (*Bolitophagus*, *Pimelia*, *Uloma*, *Pedinus*, *Oplocephala*). Среднегрудь может быть почти равной заднегруди (*Diaclina*) или короче ее (*Nalassus brevicollis* (Krynicky, 1832), *A. lutosa*). Грудь личинок *D. boleti* сильно развита и составляет почти половину длины тела. Тергит переднегруди у личинок этого вида в 2 раза сужается к боковым краям, сильно дуговидно выпуклый сверху. Для личинок родов *Belopus*, *Tribolium* характерно расширение грудных сегментов к их заднему краю, у личинок *Stenosis punctiventris* (Eschscholtz, 1831) и *Diaclina testudinea* (Piller, Mitterpacher, 1783) переднегрудь расширена к переднему краю.

Личинки ряда видов имеют сложное строение стернитов груди. Стернит переднегруди у многих почвенных видов образует опорную камеру вокруг передних тазиков (*Trachyscelis*) или мощную кармановидную складку позади них (*Asida*, *Tentyria*, *Anatolica*), служащие для упора тазиков. Стерниты средне- и заднегруди образуют посередине у переднего края конусовидные или языковидные выросты (*Pimelia*) или впадины для погружения тазиков (*Belopus*). Плейриты у личинок чернотелок чаще четко выражены, отделены от поверхности тергитов и стернитов видимыми швами. В передней половине плейрита расположено дыхальце.

По характеру дыхательной системы личинки чернотелок относятся к перипнейстической группе гемипнейстических насекомых; они имеют 1 пару дыхалец, расположенную на среднегруди и 8 пар брюшных дыхалец, расположенных на 1—8-м брюшных сегментах. Грудные дыхальца у большинства видов удлиненно-овальные, поперечно или косо расположенные на сегменте. Они всегда крупнее брюшных дыхалец, у ряда видов в несколько раз превосходят по величине дыхальца передней пары (у личинок рода *Pimelia* — в 4 раза, *Uloma* — в 2,8, *Bolitophagus* — в 2). Передняя пара брюшных дыхалец всегда крупнее последующих. Брюшные дыхальца могут быть круглыми (*Bolitophagus*, *Scaphidema*) и овальными (*Prosodes*, *Uloma*). Овальные дыхальца поперечно расположены на плейритах, только у личинок рода *Uloma* они направлены продольно. У части видов дыхальца передней брюшной пары овальные, остальные – круглые (*Pedinus*, *Diaperis*). Дыхальца, расположенные на 2—8-м сегментах, чаще постепенно уменьшаются в размерах к заднему краю брюшка (*Prosodes*, *Uloma*, *Pedinus*, *Oodescelis*, *Pimelia*), реже они имеют одинаковые размеры (*Asida*).

9-й сегмент брюшка по строению отличается от остальных, что связано с его особой функциональной нагрузкой. Тергит сегмента в большей или меньшей

мере подогнут на брюшную сторону. Подогнутая поверхность называется каудо-вентральной. Вершина сегмента может быть широко закругленной, конусовидно суженной, шаровидно выпуклой, заостренной, вооруженной непарным или парными выростами. Спинная поверхность тергита вооружена шипами и щетинками, каудо-вентральная — только щетинками. Длина стернита составляет от 1/8 до 3/4 длины сегмента. В углублении тергита на вентральной стороне находится подталкиватель, представленный двумя, у *D. boleti* — тремя конусовидными лопастями, являющийся рудиментом 10-го сегмента. Позади него расположено анальное отверстие. У ряда видов подталкиватель редуцирован, его функцию выполняет стернит, имеющий особое строение (Ulomini, Helopini). На основании строения 9-го сегмента брюшка личинки чернотелок объединены в 9 групп.

1. Длина спинной поверхности 9-го тергита едва превосходит длину каудо-вентральной поверхности. Его вершина шаровидно выпуклая, с едва развитым острием посередине. Подталкиватель редуцирован. Стернит, выполняющий его функцию, в покое закрывает вырезку тергита (*Uloma*).

2. 9-й сегмент едва сужен к заднему краю. Его вершина тупо закругленная, с двумя сильно сближенными, едва развитыми шипами. Каудо-вентральная поверхность тергита оттянута назад. Лопасти подталкивателя покрыты сзади третьей кожистой лопастью, образованной разросшимся тергитом 10-го сегмента. Вместе с оттянутой назад поверхностью тергита они образуют своеобразный комплекс для упора в субстрате (*Diaperis*).

3. Тергит 9-го сегмента имеет 2 крючковидных выроста. Подталкиватель редуцирован, его функцию выполняет стернит (Helopini) или выросты слабее изогнуты, а подталкиватель едва развит (Belopini).

4. Выросты короткие, подталкиватель развит (многие виды подсемейства Tenebrioninae).

5. 9-й сегмент заострен на вершине, вооружен шипами, вершинного выроста не имеет; подталкиватель развит (Opatrini, Pedinini, Platyscelidini, Crypticini, Ulomini, *Diaclina*). У личинок родов *Opatrum* и *Gonocephalum* функцию подталкивателя выполняет стернит, сросшийся с двумя слабо развитыми лопастями.

6. 9-й сегмент с одним вершинным выростом, вооружен шипами, подталкиватель развит (Blaptini).

7. 9-й сегмент ямковидно вдавлен сверху, его вершина закругленная, вооружена 2—4 шипами; подталкиватель развит (Trachyscelini, Asidini, Melanimonini, Phaleriini).

8. 9-й сегмент овально закруглен или клиновидно сужен к вершине. У вершины и вдоль боковых краев или вдоль всего периметра покрыт множеством мелких шипов; подталкиватель развит (Tentyriini, Stenosini, Pimeliini).

9. 9-й сегмент закруглен на вершине, его вооружение лишено шипов (Hypophloeini, Diaperini — часть).

Ноги личинок по-разному развиты и вооружены. Личинки большинства почвенных чернотелок характеризуются сильнее развитой передней парой ног. Их тазики наиболее короткие, сильно сближены или полностью сомкнуты, погружены в опорную камеру или кармановидное образование стернита. В последнем случае кожистая складка, покрывающая тазики сзади, служит для их упора; тазики малоподвижные. У личинок *A. lutosa* подвижность ноги обеспечивается за счет сильно развитых соединительных мембран между тазиком и вертлугом и между вертлугом и бедром. Жесткость крепления тазика у *P. subglobosa* обусловлена срастанием его передней поверхности со стернитом. Наружная поверхность тазиков у большинства видов служит для упора бедра; она вогнутая, чаще параллельно-сторонняя и ограничена двумя продольными правильными или неправильными рядами или полосками щетинок. У личинок

P. subglobosa ее поверхность клиновидная, а передний край несет только несколько щетинок у вершины. У личинок *Ph. pontica* щетинки вдоль боков вогнутой наружной поверхности отсутствуют, а у вершины переднего края развит один шип.

Вертлуг — конусовидный склерит, соединяющий тазик и бедро. Вооружен щетинками и шипами; последние располагаются главным образом у вершины. У *A. rufus* конусовидная вершина вертлуга выступает выше бедра, обеспечивая более быстрое продвижение в сыпучем субстрате. Бедро в схеме представляет собой трехгранную призму. Внутренняя его поверхность наиболее узкая. Вертлуги и бедра передних ног вооружены обычными крепкими, а также тупыми укороченными шипами (*Asida*, *Tentyria*, *Anatolica*), или сферохетами (*Trachyscelis*, *Melanimon*). У ряда видов шипы, расположенные на бедрах и вертлугах, загнуты вниз (*Ph. pontica*).

Голень конусовидная или в виде трехгранной призмы, вооружена на внутренней поверхности гребнем шипов или щетинок. Остальная поверхность указанных частей ноги покрыта также щетинками и шипами, часто имеющими таксономическое значение. Завершает конечность коготок, находящийся на отграниченном коготковом членике, или, при редукции последнего, сочленен с телом голени. У основания коготка и реже на его теле могут быть расположены 1—2 хеты.

Средние и задние ноги личинок чернотелок имеют сходное строение и вооружение, слабо различаются по длине. Их тазики по длине, как правило, превышают половину ширины стернита. В состоянии покоя вершины тазиков ложатся друг возле дуга. Тазики крепятся у боковых краев стернитов. Наружная сторона тазика вогнутая, ограничена двумя рядами или полосками щетинок. У ряда видов средние и задние тазики в значительной мере срастаются внутренней стороной со стернитом, что обеспечивает жесткость их крепления (*Anatolica*, *Tentyria*). Вертлуги конусовидные, бедра и голени чаще цилиндрические. Коготки расположены на голени или на отграниченном коготковом членике. Они развиты слабее, чем коготки передних ног. У основания коготков (и часто на их поверхности) расположены хеты.

Понятие массивности передних ног личинок этой группы не следует путать с их длиной. У ряда личинок они действительно наиболее длинные (*Tentyria*, *Pimelia* и др.), но у представителей трибы Blaptini, будучи более масивными, они могут быть едва длиннее (*G. spinimanus*), едва короче (*P. obtusa*) средней и задней пар ног или иметь такую же длину.

Личинки ряда почвенных видов имеют почти одинаково развитые все 3 пары ног. Тазики в таком случае крепятся у боковых краев стернитов (*Probaticus*, *Nalassus*, *Belopus*). Личинки родов *Nalassus*, *Odocnemis* имеют ноги, укорачивающиеся от передней к задней паре. Длина тазиков ног у них, наоборот, возрастает к задней паре. Все ноги слабо развиты, так как большое значение в жизнедеятельности личинок этих видов имеют сильно развитые крючковидные выросты 9-го сегмента брюшка. У личинок рода *Belopus* длина ног увеличивается к последней паре. В связи с расширением тела личинки к заднему краю увеличивается расстояние между тазиками. Все 3 пары тазиков у личинок этого рода срастаются на 1/3 длины внутренней стороной со стернитом. Стерниты образуют впадины по форме тазиков. Срастание части тазика со стернитом и погружение его при необходимости во впадину обеспечивают упругость и позволяют личинкам этого рода свободно передвигаться по отвесным поверхностям трещин почвы и даже по стенкам стеклянных сосудов (*Belopus*).

Изучение морфологии ног личинок чернотелок, обитающих в разлагающейся древесине, древесных грибах, в ходах короедов, свидетельствует о ее сходстве

с таковой вышеописанных видов родов *Odocnemis*, *Nalassus*. Так, у личинок *H. coeruleus steveni*, *B. reticulatus*, *O. haemorrhoidalis*, *D. boleti*, *U. culinaris* ноги слабо развиты, одинаково вооружены или слабо опушены, едва укорачиваются от передней к задней паре. Условия развития этих видов не вызывают необходимости больших передвижений.

Ноги личинок ряда синантропных видов и видов, развитие которых проходит под корой, по строению и функционированию близки к таковым личинок рода *Belopus*. Так, у личинок родов *Tribolium*, *Scaphidema*, *Alphitobius* наиболее короткие передние ноги; длина ног у них постепенно увеличивается от передней пары к задней. У личинок *S. metallicum*, развивающихся под корой, все тазики сростаются внутренней стороной со стернитом. Среда обитания синантропных видов чернотелок чаще представляет собой сыпучую массу (зерно, крупы и т. д.), что сказалось на удлинении ног от передней пары к задней.

Приведенные в работе материалы в основном оригинальные. Они необходимы при выяснении вопросов филогении и эволюции данного семейства, особенно при разработке его системы.

Келейникова С. И. Личинки жуков-чернотелок трибы Tentyriini // Зоол. журн. — 1959. — **38**, вып. 12. — С. 1835—1843.

Келейникова С. И. Личинки жуков-чернотелок подсемейства Pimeliinae (Coleoptera, Tenebrionidae) Западного Казахстана // Энтомол. обозрение. — 1961. — **40**, вып. 2. — С. 371—384.

Келейникова С. И. О личиночных типах чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) Палеарктики // Энтомол. обозрение. — 1963. — **42**, вып. 3. — С. 539—549.

Келейникова С. И. Личинки жуков-чернотелок трибы Stenosini (Coleoptera, Tenebrionidae) // Энтомол. обозрение. — 1976. — **55**, вып. 1. — С. 101—104.

Лоуренс Дж. Ф., *Медведев Г. С.* Новая триба жуков-чернотелок (Coleoptera, Tenebrionidae) из Австралии и ее положение в системе // Энтомол. обозрение. — 1982. — **61**, вып. 3. — С. 548—571.

Watt J. C. A review of classifications of Tenebrionidae // Entomol. Month. Mag. — 1967. — **102**. — P. 80—88.